云　南　植　物　研　究　2000，22（2）：155～160
Acta Botanica Yunnanica

# 纤毛鹅观草同阿拉善鹅观草、大丛鹅观草间杂种细胞学研究*

张新全[1]，颜　济[2]，杨俊良[2]，郑有良[2]，伍碧华[2]

（[1] 四川农业大学动物科技学院草业科学系，四川 雅安　625014）

（[2] 四川农业大学小麦研究所，四川 都江堰　611830）

**摘要**：为了探索阿拉善鹅观草 *Roegneria alashanica* Keng、大丛鹅观草 *Roegneria magnicaespes* D. F. Cui 与纤毛鹅观草 *Roegneria ciliaris*（Trin.）Nevski 间的相互关系，将其进行了远缘杂交，通过幼胚离体培养，两个组合均成功合成了杂种。对亲本及杂种 $F_1$ 花粉母细胞减数分裂中期Ⅰ染色体配对行为及形态学进行了统计分析。结果表明，上述物种的种间杂交较难进行，杂种 $F_1$ 减数分裂染色体平均构型分别为：*R. ciliaris* × *R. alashanica* 10.62Ⅰ+8.17Ⅱ+0.32Ⅲ+0.02Ⅳ（c－值＝0.44），*R. ciliaris* × *R. magnicaespes* 18.00Ⅰ+4.76Ⅱ+0.16Ⅲ（c－值＝0.21）；杂种穗部特征多数介于双亲之间。阿拉善鹅观草、大丛鹅观草与纤毛鹅观草间至少有一个基因组具有较高的同源性，即为S基因组，本文对它们在分类中的地位也进行了讨论。

**关键词**：鹅观草属；种间杂种；基因组分析

**中图分类号**：Q 944　　**文献标识码**：A　　**文章编号**：0253－2700(2000)02－0155－07

# Cytological Studies of Hybrids of *Roegneria ciliaris* with *R. alashanica* and *R. magnicaespes*（Poaceae：Triticeae）

ZHANG Xin－Quan[1]，YEN Chi[2]，YANG Jun－Liang[2]，ZHENG You－Liang[2]，WU Bi－Hua[2]

（[1] *Department of Forage and Range*，*College of Animal Science and Technology*，*Sichuan Agricultural University*，Yaan 625014）

（[2] *Triticeae Research Institute*，*Sichuan Agrcultural University*，Dujiangyan 611830）

**Abstract**：In order to investigate the relationships between *Roegneria. ciliaris*（Trin.）Nevski and *R. alashanica* Keng，and between *R. ciliaris* and *R. magnicaespes* D. F. Cui. *R. ciliaris*（Trin.）Nevski was crossed with the other two species，through the aid of embryo rescue. Hybrids were obtained from these two combinations. Chromosome pairing behavior of parents and hybrids was observed at metaphase I of pollen mother cells. Meiotic configuratons were 10.62Ⅰ+8.17Ⅱ+0.32Ⅲ+0.02Ⅳ for *R. ciliaris* × *R. alashanica* and 18.00Ⅰ+4.76Ⅱ+0.16Ⅲ for *R. ciliaris* × *R. magnicaespes*；c－value of the two hybrids were 0.44 and 0.21，respectively. It is concluded from the cytological study of F1 hybrids that *R. magnicaespes* and *R. alashanica* at least share one set of S genome of *R. ciliaris*. Most of the hybrid morphology was intermediate between the parents.

**Key words**：Genome analysis；Interspecific hybrid；*Roegneria*

小麦族 Triticeae Dumortier 内种间、属间杂交和 $F_1$ 代杂种减数分裂中期Ⅰ染色体配对行

* 基金项目：国家自然科学基金与四川省教委资助
收稿日期：1999－01－18，1999－05－06 接受发表

为分析，对该族生物系统学研究起到了重要作用（Dewey，1984；Kimber，1983；Sears 等，1956；Kihara，1930）。在对该族物种进行大量的基因组分析后建立了一个新的分类系统（Dewey，1984；Love，1984，1982）。Mederis 等（1980）及 Deweyc（1984）将鹅观草属 *Roegneria* C. Koch 合并到披碱草属 *Elymus* L. 中，致使 *Elymus* 成为一个含 150 余种的大属；从大量的基因组分析结果得知，该属的种由来源不同的 5 个基因组，即 S、Y、H、P 和 W 以不同的组合方式而构成了不同倍性的各个物种。Jaask（1992）使用 6 种同工酶分析了 60 个 *Elymus* 的种，所得结果认为 *Elymus* 应划分为不同的属，才能贴切地反映种、属间系统关系。

鹅观草属是小麦族中种类最多的一个大属，全世界约有 120 种，我国现知有 70 余种（郭本兆，1987）。卢宝荣对鹅观草属曾做过大量的研究，但也只是其中一部分，主要是采用细胞遗传学的方法。该属的四倍体种含有基本基因组 SY，而六倍体种大多数为 SHY 基因组，也有 SSY 基因组组合的。Yang 等（1994）对中国小麦族的生态地理分布的研究表明在温带阔叶林区、温带草原区、青藏高原寒冷植被区所分布的 *Roegneria* 属的物种是有差异的，除基因组在不同地理植被区域发生了分化外，也可能与其供体种的不同有关。

纤毛鹅观草 *R. ciliaris*（Trin.）Nevski 是小麦族野生植物在我国分布最为广泛的种之一，苏联远东地区及日本、朝鲜也有分布。阿拉善鹅观草 *R. alashanica* Keng 分布于宁夏、内蒙古、甘肃省，多生于海拔 1 800 m 的山坡草地。大丛鹅观草 *R. magnicaespes* D. F. Cui 是中国特有的小麦族禾草，分布于新疆库车，本种与阿拉善鹅观草相似，唯杆基部草质不坚硬，形成较大的草丛，穗状花序具贴生小穗 7～12 枚，小穗轴密被微毛与之不同。Lu（1994）对鹅观草属无芒类群中昌都鹅观草 *R. elytrigioides* Yen et J. L. Yang 的基因组分析，发现它是含 $S_1S_2$ 基因组的种，这对研究我国该属无芒类群其它种很有意义。本文对鹅观草属无芒类群中的阿拉善鹅观草、大丛鹅观草两个种与纤毛鹅观草间的杂种细胞学及形态学进行了报道，旨在探讨这两种无芒鹅观草的基因组组成及系统学关系，为正确的分类处理提供细胞遗传学证据。

## 1　材料与方法

**1.1 实验材料**　供试材料采自各地并引种栽培于四川农业大学小麦研究所。表 1 中列出用于杂交试验的各物种的染色体数目、基因组组成及产地。

**1.2 远缘杂交方法**　用已知基因组构成的 *R. ciliaris* 作为“分析种”与供试的未知基因组的物种进行杂交。授粉后 14～16 d，取部分杂种幼胚进行组织培养，胚培幼苗于低温处越夏。统计杂交结实率，收获杂种种子干燥保存。播种期将杂种种子在培养皿内于 25℃ 的恒温下发芽，发芽后移栽于盆中。

**1.3 细胞学制片及减数分裂观察**　杂种及亲本孕穗期取减数分裂盛期的幼穗用卡诺氏液Ⅱ固定，24 h 后转入 75% 酒精贮藏存在 4℃ 条件下备用，用醋酸洋红染色压片，观察并统计杂种 $F_1$ 及亲本花粉母细胞减数分裂中期Ⅰ染色体配对行为。c－值（c－value）是指平均染色体臂配对频率，变化于 0～1 之间。c－值的计算参照 Kimber 等（1981）的方法。亲本及杂种 $F_1$ 的花粉用 $I_2$－KI 溶液染色，以检查其可育性。检查并统计各亲本及杂种的结实率。杂种和凭证标本存于四川农业大学小麦研究所标本室。

表 1　供试材料

Table 1　Plant materials used in study

| 种 Species | 编号 Accession No. | 2n | 基因组 Genome | 来源 Origin |
|---|---|---|---|---|
| *Roegneria ciliaris* | Y83005 | 28 | SSYY | 四川雅安 |
| *Roegneria alashanica* | Y94001 | 28 | | 宁夏银川 |
| *Roegneria magnicaespes* | Y9512 | 28 | | 新疆库车 |

## 2　结果与分析

### 2.1 属间杂种的产生

将纤毛鹅观草的小花去雄后，授以大鹅观草的花粉，获得了杂种胚。由于杂种种子的胚发育不健全，而且胚乳在发育过程中往往容易退化，杂种幼胚进行了胚培养。特别是 *R. ciliaris* × *R. magnicaespes* 的杂种胚小，胚乳发育极不正常，11 个杂种胚全部用于胚培养，不经胚培养很难成功。经胚拯救，二杂种均成功获得了杂种幼苗（表 2）。杂种 $F_1$ 为多年生，在四川都江堰南亚热带气候条件下，很难越夏，夏季必须移置到冷室内才能避免越夏死亡。杂种 $F_1$ 幼苗经过近一个月加光后（春节前后），最终两个杂种各有 3 株抽穗开花。

表 2　属间杂交结果

Table 2 Results of intergeneric crosses between different species

| 杂交组合 Combinations | 授粉小花数 No.of florets pollinated | 结实率 Seed set No. | 结实率 Seed set % | 胚培数 No.of embryo cultured | 存活植株数 No.of plants survived |
|---|---|---|---|---|---|
| *R. ciliaris* × *R. alashanica* | 62 | 7 | 11.29 | 4 | 3 |
| *R. ciliaris* × *R. magnicaespes* | 42 | 11 | 26.19 | 11 | 3 |

### 2.2 形态学

通过对纤毛鹅观草、大丛鹅观草、阿拉善鹅观草及其杂种穗部 9 个性状的统计分析表明，穗状花序大多数性状介于双亲的形态之间，但外稃及颖上芒较为明显地倾向母本纤毛鹅观草；杂种外稃和颖上出现长短不同程度的芒（表 3），这显然是由母本纤毛鹅观草传递给了杂种后代。此外，我们还发现杂种 *R. ciliaris* × *R. alashanica* $F_1$ 代植株分蘖数、再生性明显高于双亲，而 *R. ciliaris* × *R. magnicaespes* $F_1$ 代植株因出现杂种黄化现象，分蘖数不如双亲多。

### 2.3　亲本的细胞学与育性

亲本在花粉母细胞减数分裂时期染色体数均为 2n = 4x = 28，减数分裂观察结果列于表 4。95%以上的细胞在中期 I 染色体配对正常，形成二价体，其中多数为环形二价体（表 4）。减数分裂后期 I、后期 II 正常分离，四分体中出现微核频率极低；c - 值介于 0.94～0.98 之间。纤毛鹅观草、阿拉善鹅观草、大丛鹅观草的花粉可育性依次分别为 89%、82%、80%。

### 2.4 纤毛鹅观草 *R. ciliaris*（SSYY）×阿拉善鹅观草 *R. alashanica* 的细胞学与育性

所有杂种植株的染色体数均为 2n = 28。杂种 $F_1$ 花粉母细胞减数分裂中期 I，平均每个细胞具有 10.62 个单价体，8.17 个二价体，变化范围为 5～11，其中棒形为 4.71（2～9），环形为 3.46（1～7），多价体为平均每个细胞具有 0.32 个三价体，0.02 个四价体。平均每

个细胞的交叉数为 12.35，c－值为 0.44（图版Ⅰ：1，2；表 4）。

表 3 亲本及杂种 F1 形态性状的观测结果和比较（cm）

Table 3 Comparison of morphological characteristics among *R*. *grandis*，*R*. *kamoji* and their $F_1$ hybrids（cm）

| 形态性状 morphological character | *R. alashanica* | *R. ciliaris* × *R. alashanica* | *R. ciliaris* | *R. ciliaris* × *R. magnicaespes* | *R. magnicaespes* |
|---|---|---|---|---|---|
| 穗长 Length of spike | 8.45±0.35 | 19.0±1.63 | 19.86±1.57 | 13.00+1.00 | 11.05±1.25 |
| 每穗小穗数（个） No. of spikelets per spike | 7.50±0.50 | 14.67±2.49 | 16.75±1.53 | 12.00+1.10 | 10.05±0.98 |
| 小穗长 Length of spikelet | 1.32±0.02 | 2.08±0.08 | 2.32±0.03 | 1.92±0.03 | 1.56±0.04 |
| 每小穗小花数（个） No. of florets per spikelet | 5.00±0.38 | 10.0±0.71 | 8.00±0.40 | 8.67±0.47 | 5.00±0.60 |
| 第一颖长 Length of the 1st glume | 0.73±0.01 | 0.68±0.03 | 0.62±0.32 | 0.80±0.01 | 0.58±0.55 |
| 第二颖长 Length of the 2rd glume | 0.87±0.04 | 0.78±0.03 | 0.66±0.04 | 0.88±0.01 | 0.89±0.02 |
| 第一外稃长 Length of the 1st lemma | 0.89±0.08 | 0.90±0.01 | 0.92±0.05 | 1.00±0.03 | 0.98±0.04 |
| 第一外稃芒长 Length of awn on the 1st lemma | – | 0.20±0.05 | 2.69±0.22 | 0.35±0.10 | – |
| 第一内稃长 Length of 1st palea | 0.76±0.04 | 0.75±0.01 | 0.78±0.04 | 0.82±0.01 | 0.84±0.03 |

－－：示无芒

表 4 亲本及杂种减数分裂中期Ⅰ染色体配对情况

Table 3 Chromosome pairing at metaphase Ⅰ of PMCs in parents and their F1 hybrids

| 亲本和杂种 Parents and Hybrids | 细胞数 No. of Cells | Ⅰ | Ⅱ 总和 Total | Ⅱ 环状 Rings | Ⅱ 棒状 Rods | Ⅲ | Ⅳ | 交叉数/细胞 Chiasmata per cell（c－值） |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| *R. ciliaris* | 64 | 0.04 (0～2) | 13.98 (13～14) | 12.30 (9～14) | 1.68 (0～5) | | | 26.28 (0.94) |
| *R. ciliaris* × *R. alashanica* | 66 | 10.62 (6～13) | 8.17 (5～11) | 3.46 (1～7) | 4.71 (2～9) | 0.32 (0～2) | 0.02 (0～1) | 12.35 (0.44) |
| *R. ciliaris* × *R. magnicaespes* | 81 | 18.00 (10～24) | 4.76 (0～8) | 0.77 (0～3) | 3.99 (1～7) | 0.16 (0～1) | | 5.85 (0.21) |

减数分裂异常现象在后期Ⅰ和四分体时期均有出现。后期Ⅰ平均每个细胞的落后染色体数为 1.05（0～10），平均每个四分体的微核数为 2.64（0～9）。后期Ⅰ还观察到染色体桥出现（图版Ⅰ：3）。花粉可育性＜3%，天然结实率＜2%。

2.5 纤毛鹅观草 ***R. ciliaris***（SSYY）× ***R. magnicaespes*** 的细胞学与育性

杂种植株的染色体数均为 2n＝28。杂种 $F_1$ 花粉母细胞减数分裂中期Ⅰ，平均每个细胞具有 18.00 个单价体，4.76 个二价体，变化范围为 0～8，其中以棒形为主，平均每个细胞为 3.99（1～7），环形为 0.77（0～3），多价体为平均每个细胞具有 0.16 个三价体（图版Ⅰ：4，5，6；表 4）。平均每个细胞的交叉数为 5.85，c－值为 0.21。后期Ⅰ观察到落后染

色体，大多数四分体中发现有微核。花粉可育性<2%，天然结实率<1%。

## 3　讨论

对两个杂交组合的杂交结实性分析表明，结实率因组合不同而异。如在 *R. ciliaris* 与 *R.magnicaespes* 的杂交组合中杂交相对困难些，胚发育不健全、弱小，胚乳大多为水状，在这种情况下，有必要采用胚拯救；而 *R.ciliaris*×*R.alashanica* 胚培和天然结实均获得杂种幼苗。尽管各种、属间杂交有着一定程度的杂交亲和性，但杂种 $F_1$ 花粉育性极低，这表明各种之间有很强的生殖隔离。

Sakamoko 等（1966）及 Dewey（1984）将 *R.ciliaris* 的基因组标记为 SSYY，我们用 *R.ciliaris* 作为“分析种”分别与 *R.alashanica* 及 *R.magnicaespes* 进行了杂交，对杂种 $F_1$ 代减数分裂染色体配对行为分析表明，双亲间至少有一个基因组具有较高的同源性，其很可能即为 S 基因组。

Lu（1994）对鹅观草属无芒类群中的 *R.elytrigioides* 的基因组分析表明，其含 $S_1S_1S_2S_2$ 基因组，并将其重新归在 *Pseudoroegneria* 属，该属的种基因组组成为 SS（四倍体为 SSSS）；Zhang 等（1998）将该类群中的大鹅观草 *R.grandis* Keng 基因组标记为 SSYY。*R.alashanica*，*R.magnicaespes* 与 *R.elytrigioides* 的形态学特征极为相似，目前对 *R.alashanica* 和 *R.magnicaespes* 的细胞学仅进行了初步研究，难于完全定出其基因组组成。*R.alashanica*，*R.magnicaespes* 及无芒类群中其它种的基因组是否为 SS 或 $S_1S_2$，尚有待进一步研究。如果它们同 *R.elytrigioides* 的基因组相同，按照 Dewey（1984），Love（1984，1982）及 Baum 等（1991）的观点，就应从鹅观草属划分到 *Pseudoroegneria* 中。就本试验对 *R.magnicaespes* 和 *R.alashanica* 两种无芒鹅观草及 Lu（1994），Zhang 等（1998）的研究结果来看，很难找出鹅观草属无芒类群外稃无芒等重要特征与基因组之间有什么直接的相关性。

## 参 考 文 献


郭本兆，1987．中国植物志第 9 卷 3 分册〔M〕．北京：科学出版社，51～401

Baum B R，Yen C，Yang J L，1991．*Roegneria*：its generic limits and justification for its recognition〔J〕．*Can J Bot*，**69**：282～294

Dewey D R，1984．The Genome System of Classification as a Guide to Intergeneric Hybridization with the Perennial Triticeae〔M〕．In：Gustafson J P（ed.）：Gene manipulation in plant improvement，209～280

Jaask V，1992．Isoenzyme variation in the grass genus *Elymus*（Poaceae）〔J〕．*Hereditas*，**117**：11－22

Kihara H，1930．Genome analysis of *Triticum* and *Aegilops*〔J〕．*Cytologia*，263～270

Kimber G，Alonoso L G，1981．The analysis of meiosis in hybrids〔J〕．*Can J Genet Cytol*，**23**：235－254

Kimber G，1983．Genome analysis in the genus *Triticum*〔C〕．In：Sakamoto S（ed.）：Proceedings of the 6th International Wheat Genetics Symposium，Kyoto：Kyoto University Press，23～28

Love A，1982．Generic evaluation of the wheatgrass〔J〕．*Biol Zentralbl*，**101**：199～212

Love A，1984．Conspectus of the *Triticeae*〔J〕．*Feddes Repertorium*，**95**：425～521

Lu B R，1994．Meiotic analysis of the intergeneric hybrids between *Pseudoroegneria* and tetraploid *Elymus*〔J〕．*Cathya*，**6**：1－14

Melderis A，1980．Tribe Triticeae Dumort．In：Tutin T G，Heywood V H，Burges N A，*et al*．（eds.）：Flora Europaea〔M〕，Vol．5．Cambridge：Cambridge．University Press，190～206

Sakamoto S，Muramatsu M，1966．Cytogenetic studies in the tribe Triticeae．Ⅱ．Tetraploid and hexaploid hybrids of *Agropyron*〔J〕．*Jap J Genet*，**41**：155～168

Sears E R，Okamoto M，1956．Genetic and structural relationships of non－homologous chromosomes in wheat〔J〕．*Cytologia* Suppl：332～335

Yang J L，C Yen，1994．Ecogeographic regions and distribution of related *Triticeae* in China〔C〕．Proceeding of the 2nd Int'l. *Triticeae* Symp．Logan，U S A，144～146

Zhang X Q，Yang J L，Yen C，1998．The genome constitution of *Rorgneria grandis*（Poaceae：Triticeae）〔J〕．*Pl Syst and Evol*，**209**：67～73

## 图版说明

**图版**Ⅰ

1．*R*．*ciliaris*×*R*．*alashanica* **杂种** F1 **减数分裂中期**Ⅰ**染色体配对行为，示** 12Ⅰ＋8Ⅱ；

2．*R*．*ciliaris*×*R*．*alashanica* **杂种** F1 **减数分裂中期**Ⅰ**染色体配对行为，示** 11Ⅰ＋7Ⅱ＋1Ⅲ；

3．*R*．*ciliaris*×*R*．*alashanica* **杂种** F1 **减数分裂后期**Ⅰ**，示落后染色体和桥。**

4．*R*．*ciliaris*×*R*．*magnicaespes* **杂种** F1 **减数分裂中期**Ⅰ**染色体配对行为，示** 17Ⅰ＋4Ⅱ＋1Ⅲ；

5．*R*．*ciliaris*×*R*．*magnicaespes* **杂种** F1 **减数分裂中期**Ⅰ**染色体配对行为，示** 20Ⅰ＋4Ⅱ；

6．*R*．*ciliaris*×*R*．*magnicaespes* **杂种** F1 **减数分裂中期**Ⅰ**染色体配对行为，示** 15Ⅰ＋5Ⅱ＋1Ⅲ。

## Explanation of Plate

**Plate** Ⅰ

1．12Ⅰ＋8Ⅱ at MI of *R*．*ciliaris*×*R*．*alashanica*；

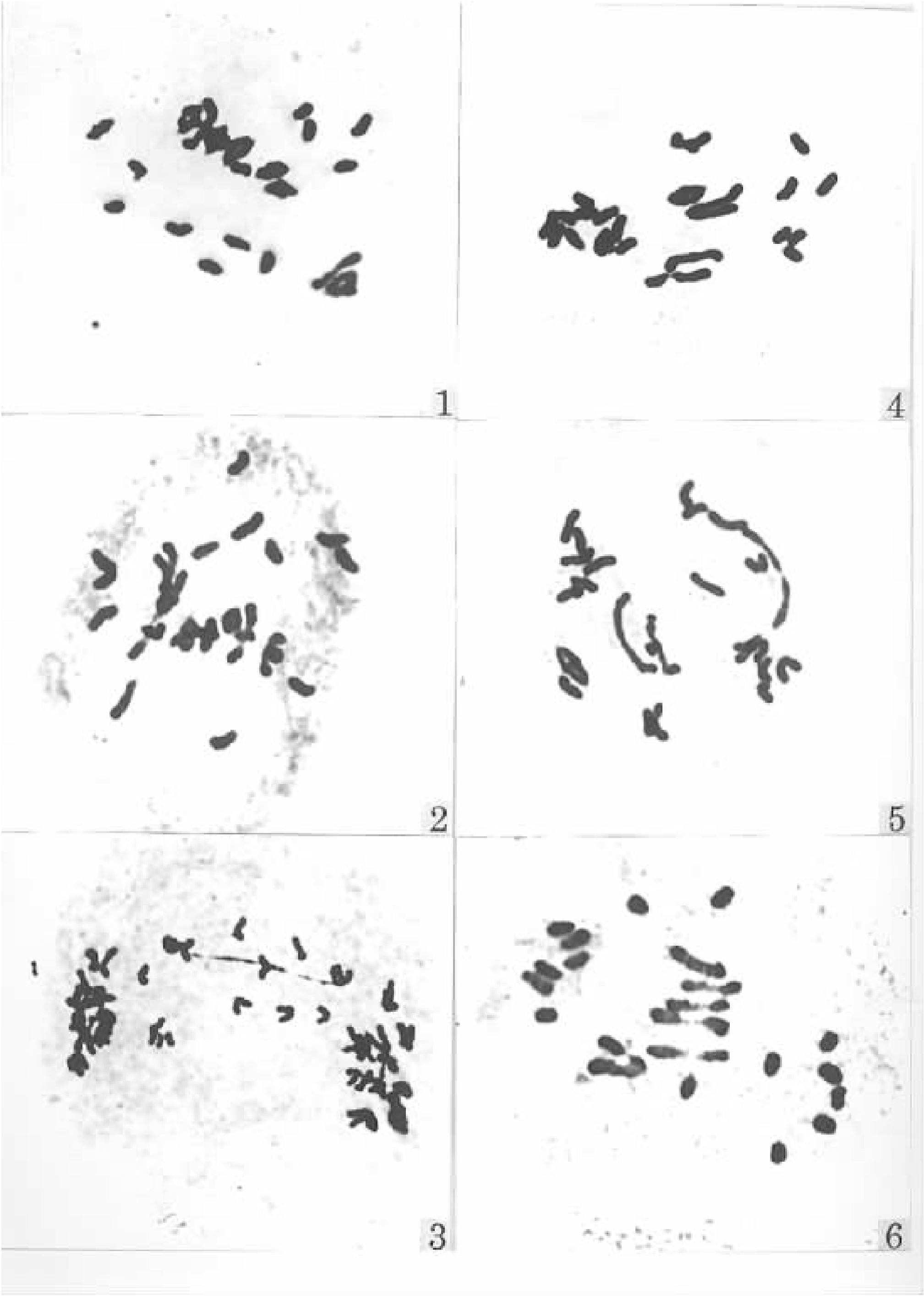
2．11Ⅰ＋7Ⅱ＋1Ⅲ at MI of *R*．*ciliaris*×*R*．*alashanica*；

3．Lagging chromosomes and chromosme bridge at anaphase I of *R*．*ciliaris*×*R*．*alashanica*；

4．17Ⅰ＋4Ⅱ＋1Ⅲ at MI of *R*．*ciliaris*×*R*．*magnicaespes*；

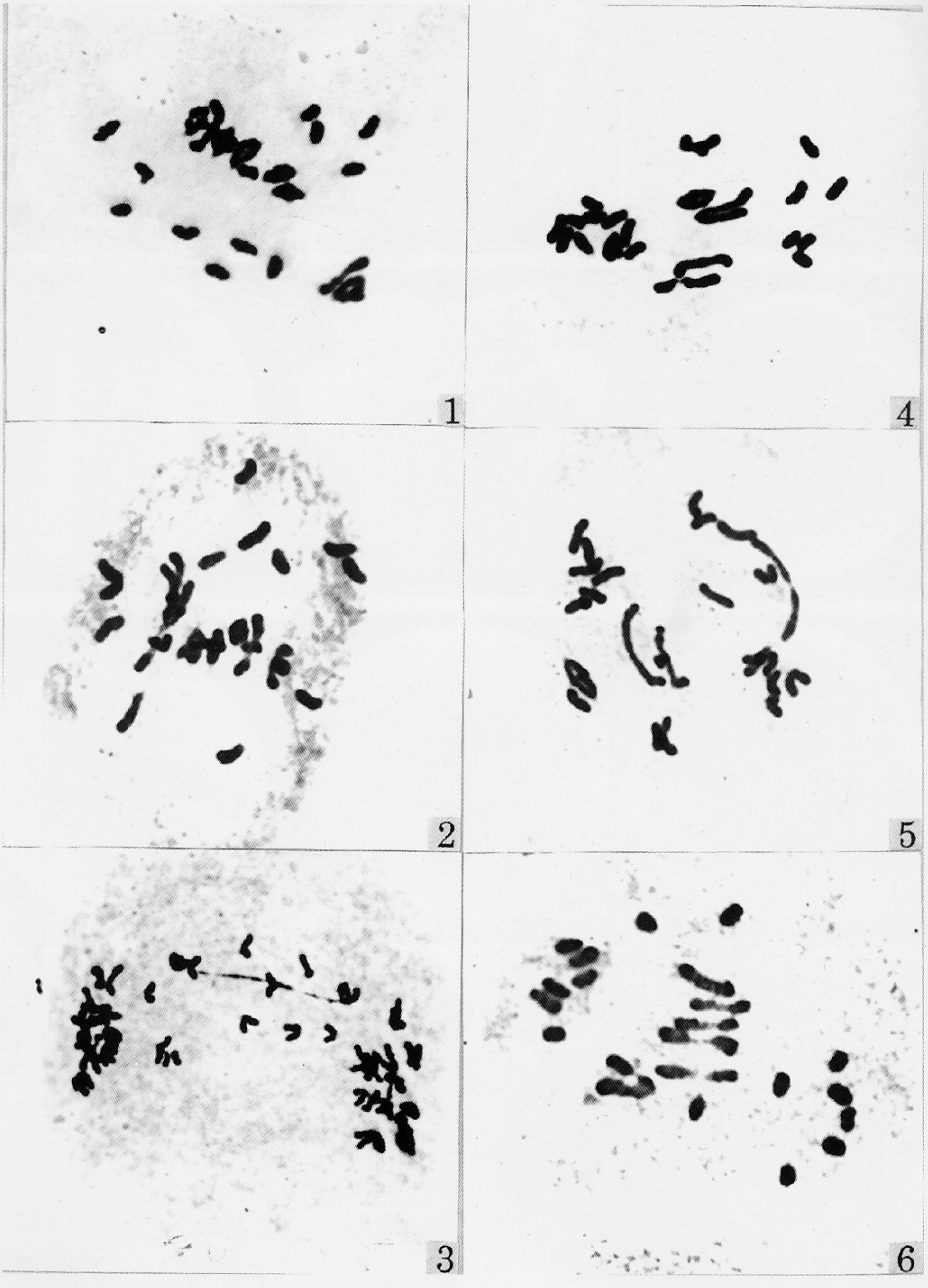
5．20Ⅰ＋4Ⅱ at MI of *R*．*ciliaris*×*R*．*magnicaespes*；

6．15Ⅰ＋5Ⅱ＋1Ⅲ at MI of *R*．*ciliaris*×*R*．*magnicaespes*．




See explanation at the end of text

ZHANG Xin－Quan *et al*: Cytological Studies of Hybrids of *Roegneria ciliaris* with *R. alashanica* and *R. magnicaespes* (Poaceae: Triticeae) Plate Ⅰ




See explanation at the end of text